

*CURSO TEORICO-PRACTICO:*

# **BASES Y PRINCIPIOS DE LA ECOLOGIA EVOLUTIVA**



**ESTACION BIOGEOLOGICA “EL VENTORRILLO”**

**16-25 SEPTIEMBRE 2003**

**ORGANIZAN:**

*Pilar López Martínez*

*José Martín Rueda*

**MUSEO NACIONAL DE CIENCIAS NATURALES, C.S.I.C.**

**COLABORAN:**

*Escuela de Postgrado y Especialización del C.S.I.C.*

*Sociedad Española de Etología*



# **SEÑALIZACIÓN HONESTA: COMUNICACIÓN ANIMAL MEDIANTE SEÑALES QUÍMICAS**

**PILAR LÓPEZ**

Museo Nacional de Ciencias Naturales, C.S.I.C.

## **INTRODUCCIÓN**

La comunicación se puede definir como un proceso por el que los actores utilizan señales o exhibiciones especialmente diseñadas para modificar el comportamiento de los receptores.

Los diferentes grupos de animales se basan en diferentes canales sensoriales para comunicarse. Las señales utilizadas son muy diferentes en un medio acuático o terrestre, en animales nocturnos o diurnos. Estas diferencias se deben a que la utilidad de cada canal sensorial depende de las restricciones impuestas por el hábitat de la especie. La misma especie además, puede utilizar diferentes tipos de señales dependiendo de las condiciones ecológicas.

Estas restricciones impuestas por el ambiente limitan el diseño de las señales, pero dentro de estos límites el camino en el cual las señales evolucionan resulta de una selección por incrementar su efectividad en alterar el comportamiento de los receptores. Los receptores por tanto juegan un papel importante ambos en el origen evolutivo de las señales y su subsecuente evolución para incrementar su efectividad.

Como consecuencia de la efectividad de las señales en diferentes contextos, los individuos pueden conseguir acceder a más o mejores presas, parejas, etc. Y, por lo tanto, a largo plazo una mayor probabilidad de supervivencia de ellos mismos y de sus parientes. Esto conduce en último término a que puedan incrementar su eficacia biológica y que influyan en la posible evolución de las señales.

## SEÑALES HONESTAS

Hay casos en que la selección parece haber actuado de forma concertada en emisores y receptores favoreciendo una comunicación eficiente, de forma que el emisor se beneficia de inducir una respuesta en un receptor que es también beneficiosa para éste. Un ejemplo serían las exhibiciones de cortejo que permiten el reconocimiento de la especie y que son beneficiosas tanto para el emisor (el macho) como para el receptor (la hembra). Sin embargo, en otros casos, puede existir un conflicto de intereses entre emisor y receptor. Por ejemplo, en las interacciones agresivas, cada contrincante se podría beneficiar de una evaluación precisa de la habilidad de lucha de su oponente. Sin embargo, un individuo que fuera capaz de “confundir” a su oponente respecto a su capacidad, podría tener ventajas. Se podrían, por tanto, implantar en la población individuos “engañadores”. Sin embargo, hay restricciones fisiológicas y comportamentales que impiden que esto ocurra y que permiten que se mantengan los emisores de “*señales honestas*”.

## COMUNICACIÓN ANIMAL MEDIANTE SEÑALES QUÍMICAS

La comunicación mediante señales químicas en vertebrados tiene ciertas ventajas de las cuales, la más importante desde un punto de vista adaptativo es que permite al receptor fijar ciertos parámetros de su entorno social en ausencia del emisor, llegando en algunas ocasiones, a tratarse de información muy específica. Son señales muy eficientes energéticamente ya que son relativamente baratas de producir, aunque pueden ser costoso que sean fiables, y pueden trabajar en la oscuridad y a largas distancias. En este contexto, el concepto de feromona queda definido como una señal química producida por un individuo que es capaz de provocar una respuesta, es decir, efectuar un cambio en la fisiología o el comportamiento de individuos conespecíficos.

Anders Møller en su libro titulado “Sexual selection and the barn swallow” define la selección sexual como: “*La selección sexual es comunicación entre machos y hembras. La comunicación implica señalar, lo que es transferencia de información (verdadera o falsa) a los individuos conespecíficos. La selección sexual trata de caracteres de extrema belleza. No es una coincidencia que los científicos se embarque*

*en estudios sobre animales que usan las mismas modalidades sensoriales que los humanos; Esto es la Vista y el Oído”.*

Esta última frase puede ser verdad en el caso de las aves, debido a sus cantos, sus plumajes visualmente atractivos durante la estación reproductora y a que sus rasgos sexuales secundarios extravagantes son muy conspicuos. Esto quizá sea la razón de que la mayoría de los estudios sobre selección sexual se realicen con aves. Sin embargo, ¿Qué ocurre en el caso de otros organismos que no presentan esos colores tan llamativos o que tienen poco desarrollado el sentido de la vista, o más desarrollados otros sentidos?

La presencia y concentración relativa de los componentes químicos de las secreciones de las glándulas femorales parecen variar no sólo entre sexos sino también consistentemente entre individuos. Así que, por ejemplo, los olores de los machos podrían proporcionar una gran cantidad de información a sus rivales o a parejas potenciales, no sólo sobre su identidad, sino también sobre el estatus de dominancia, estado de salud general, carga parasitaria o calidad genética. Por tanto, las señales químicas pueden ser útiles en una variedad de funciones, como por ejemplo, durante las peleas entre machos o en la elección de pareja por parte de la hembra (los dos procesos de la selección sexual).

En este contexto, se revisan los resultados de varios experimentos recientes que analizan los mecanismos evolutivos de las capacidades quimiosensoriales implicadas en comportamientos sociales y procesos de selección sexual en el caso de los reptiles.

Por un lado, en algunas especies de saurios, las señales químicas parecen ser más importantes que la coloración en el reconocimiento de individuos, del sexo, y en la agresión intrasexual. Las variaciones entre individuos en las características de las secreciones glandulares pueden permitir que las señales químicas sean utilizadas en la señalización territorial y del estatus social de los machos, y durante los encuentros agonísticos. En este sentido, si existiera una relación entre las características de un individuo (talla, condición, estatus, etc.) y las características de su feromonas, sería un buen indicador de la honestidad de la información contenida en las señales químicas.

Por otro lado, las secrecciones de los poros femorales parecen transmitir información sobre la calidad de un individuo, y esta información puede ser utilizada por las hembras para seleccionar parejas. Además, los rasgos que confieren estatus de dominancia a un macho frente a otros machos pueden no ser un indicador fiable de calidad genética para la hembra. En contraste, las señales químicas podrían indicar honestamente la calidad de un macho. Algunos experimentos sugieren que las hembras serían capaces de discriminar la condición de los machos basándose solamente en señales químicas, y que éstas preferirían utilizar áreas marcadas por estos machos de alta calidad, para incrementar sus posibilidades de aparearse con ellos.

Además, variaciones poblacionales en las características de las feromonas implicadas en la selección sexual, y en la capacidad de discriminar o preferir éstas, pueden ser causa de aislamiento reproductivo precigótico, y así originar procesos de especiación. Este podría ser el caso de especies que presentan poblaciones propuestas a veces como subespecies o “formas” diferentes basándose en otros caracteres. La capacidad de reconocimiento de las feromonas de individuos de la misma población debería ser más fuerte que las de individuos de otras poblaciones. Sin embargo, en poblaciones pequeñas y aisladas, es posible que las hembras seleccionen feromonas de machos de otras poblaciones, si sus características indican una posibilidad de incrementar la variabilidad genética.

## **COMUNICACIÓN QUÍMICA Y SELECCIÓN SEXUAL EN REPTILES**

### **1) Identificación de Sexos**

En muchas especies de saurios, el reconocimiento del sexo está basado en la coloración del cuerpo, especialmente en especies con dicromatismo sexual, donde uno de los sexos, a menudo los machos, presentan colores más brillantes que las hembras. En estas especies la coloración apagada de las hembras presumiblemente permite el reconocimiento sexual, reduciendo la respuesta agresiva de los machos conespecíficos. Sin embargo, existen evidencias que sugieren que los machos podrían identificar a las hembras por otras características además de los patrones de color, y muchas especies, por ejemplo aquella con un dicromatismo sexual poco acusado, podrían basarse más en las señales químicas para el reconocimiento del sexo.

## **2) Marcaje y Señalización del Territorio**

La señalización de dominancia social en los machos mediante marcas en el sustrato es muy común en muchas especies de vertebrados. Las marcas en el territorio pueden consistir en secreciones de glándulas especializadas, heces u orina, que son colocadas en posiciones conspicuas a lo largo de caminos o los bordes del territorio, dando información sobre el poseedor del territorio, ya que contienen feromonas.

En el caso de los reptiles la localización ventral de los poros femorales, sugiere que las secreciones son depositadas pasivamente sobre el sustrato cuando las lagartijas se mueven por su área de campeo, al igual que ocurre con los excrementos. Por lo tanto, los excrementos podrían advertir la residencia de un área de campeo y ser utilizados como señales compuestas tanto visuales como químicas en el marcaje territorial de los reptiles. Este marcaje beneficiaría a los machos, ya que reduciría los costes de las interacciones agresivas entre individuos territoriales.

## **3) Estima de los Competidores**

Los machos territoriales se ven envueltos frecuentemente en luchas, especialmente durante la estación reproductora. Sin embargo, teniendo en cuenta el alto porcentaje de solapamiento entre las áreas de campeo de algunas especies, la frecuencia esperada de interacciones agonísticas debería ser más alta que la que realmente se observa en el campo. Esto podría indicar que dado que los individuos con altos niveles de interacciones agonísticas incurren en grandes costes energéticos y de supervivencia, cualquier mecanismo que reduzca la frecuencia de encuentros agresivos o los costes de éstos podría ser ventajoso para ambos contendientes. Por lo tanto, la habilidad de los individuos territoriales para discriminar entre las marcas olorosas de sus vecinos territoriales y las de otros machos conespecíficos no vecinos podría ayudar a estabilizar los sistemas sociales reduciendo la frecuencia e intensidad de los encuentros agresivos.

Entre algunas especies de lagartijas hay una considerable variación en la talla de los machos sexualmente maduros (principalmente relacionada con diferencias en la edad), de manera que los machos más jóvenes y también más pequeños no son capaces de adquirir parejas al enfrentarse con otros machos, y entonces pueden evolucionar estrategias alternativas de cópula. En estos casos, los machos jóvenes esconden su identidad presentando una coloración apagada como las hembras, y así pueden evitar los

encuentros agonísticos con machos adultos a la vez que utilizan una estrategia alternativa de macho satélite intentando copular con las hembras por la fuerza. Sin embargo, los machos grandes reaccionan agresivamente frente a estos machos pequeños, a pesar de su coloración similar a una hembra. Esto podría ser interpretado en términos de una habilidad adquirida de reconocer a los machos competidores mediante señales químicas.

#### **4) Selección de Pareja**

En el caso de los saurios la elección de pareja por parte de las hembras basada en señales visuales parece ser bastante rara. Es más, los colores brillantes de los machos parecen ser importantes en las relaciones sociales entre los machos, por ejemplo, las coloraciones de la cabeza pueden ser utilizadas como amplificadores del tamaño de la cabeza. Sin embargo, y al contrario de lo que ocurre en aves, estos colores brillantes no son importantes para la elección de las hembras ya que no varían consistentemente con la calidad del macho. Por otra parte, las glándulas femorales de los lagartos machos producen feromonas, y las feromonas podrían transmitir una gran cantidad de información química acerca del estatus de dominancia, la salud, carga parasitaria o la calidad genética, y posiblemente acerca de la estabilidad en el desarrollo de los individuos. Por lo tanto, podría pensarse que la elección de pareja por parte de las hembras de las lagartijas podría basarse en las señales químicas contenidas en las secreciones femorales que dejan los machos territoriales en su área de campeo.

Las propiedades de las feromonas de las lagartijas son propicias para ser utilizadas en la elección de las hembras. Estas secreciones están compuestas de lípidos y proteínas. Los lípidos tienen un alto grado de diversidad molecular, lo cual incrementa el contenido potencial de información de una feromona, y las diferencias individuales en las secreciones lipídicas son consistentes a lo largo del tiempo, lo cual puede tener una función en el reconocimiento individual, pero también indicar las características y la calidad del macho. Por otra parte, las secreciones femorales son principalmente proteicas, cuyo costo de producción son elevados. Además, la producción de feromonas puede ser costosa ya que depende de la testosterona, y una elevación de la concentración de la testosterona en el plasma afecta la respuesta del sistema inmune de las lagartijas y las hacen más susceptibles a los parásitos. Así, por tanto, las discriminaciones basadas en los componentes de las feromonas pueden ser más fiables y

también proveer de una información más detallada sobre los conoespecíficos que la obtenida por los patrones de color sólo. En este caso, la calidad y/o la cantidad de feromonas de los machos podría comunicar a la hembra la calidad genética heredable de los machos y así servir como base para una elección adaptativa de las hembras en reptiles.

## 5) Especiación

La selección sexual y la divergencia de caracteres sexuales secundarios, junto con la divergencia ecológica, puede jugar un importante papel en la especiación de algunos taxa. En particular la habilidad para producir e identificar la variedad de señales, usadas en peleas entre machos o para atraer a las hembras, es uno de los factores que puede haber facilitado procesos rápidos de especiación. Siendo después los mecanismos de reconocimiento intraespecífico los que evitan que se produzcan apareamientos entre especies diferentes. Por lo tanto, las diferencias en las señales químicas implicadas en la selección sexual de las lagartijas podrían conducir al aislamiento reproductivo prezigótico entre poblaciones (especiación)

Aunque hay muchos estudios que han documentado la capacidad de varias especies para discriminar entre señales de conoespecíficos y heteroespecíficos, faltan estudios que analicen la existencia de esta habilidad en las primeras fases del proceso de especiación. Por ejemplo, entre taxa muy relacionados, que todavía no están diferenciados como “buenas” especies. Recientemente, algunos estudios moleculares están proporcionando relaciones y distancias genéticas entre poblaciones de algunas especies que sugiere la existencia de procesos de especiación en marcha entre taxa hermanos que eran considerados como pertenecientes a la misma especies.

Por ejemplo, estudios moleculares y morfológicos sugieren que la lagartija ibérica, *Podacis hispanica*, es parafilética y forma en realidad un complejo de especies. En el oeste y centro de la península ibérica han sido identificados dos morfotipos, que son alopátricos, pero que mantienen una zona de contacto en la Sierra de Guadarrama. *P. hispanica* tipo 2 tienen una coloración más clara, cabeza más robusta y menor tamaño corporal, y se encuentran en el centro y sur de la Península, con condiciones climáticas mediterráneas, y en la Sierra se encuentran en las zonas basales. Cuando las condiciones climáticas cambian es sustituida en altura por otra especie bien



diferenciada, la lagartija roquera, *P. muralis*. Pero en algunos lugares de la sierra y en niveles mas altos aparece otra vez poblaciones de *P. hispanica* tipo 1, que son más oscuras, y de mayor tamaño, y que corresponden a las poblaciones que ocupan el norte de la Península Ibérica, donde es típico el clima Atlántico. Análisis de ADN mitocondrial de estos dos morfotipos sugieren que forman unidades monofileticas, pero que no se han separado lo suficiente como para ser consideradas especies distintas, ni siquiera subespecies. Estos dos morfotipos son alopátricos, pero aquí en la sierra de Guadarrama, aunque están separadas ecológicamente, no es difícil pensar que en el tiempo evolutivo puede haber contactos frecuentes entre individuos de ambas poblaciones. Esta especie es capaz de utilizarr las señales químicas en numerosos contextos relacionados con la reproducción, así que la divergencia de señales químicas entre ambos morfotipos podría estar facilitando la divergencia entre ambos taxa, a nivel de mecanismos de aislamiento reproductivo precigóticos. De hecho, previos estudios en complejos de especies de roedores, indican que una mayor similaridad genetica entre individuos se asocia a una mayor similaridad en la composicion quimica de sus olores. Alternativamente, quizas si no hay divergencia entre las señales quimicas de estos dos morfotipos de lagartijas, esto podria facilitar los apareamientos entre morfotipos cuando se encuentren y esto impediría que ya se hubieran separado como especies distintas.

Las diferencias en las señales quimicas de los machos podrían facilitar el que ambos morfotipos se estén separando genéticamente, como lo apoyan las pruebas moleculares, posiblemente por aislamiento ecológico entre las poblaciones en la mayor parte de su área de distribución. La falta de discriminación por parte de las hembras a la hora de seleccionar parejas, podria estar retrasando este proceso de especiacion, ya que en contactos entre ambos tipos los apareamientos podrían producirse con facilidad, y se mantendría un flujo de genes entre ambos morfotipos. Es decir, los procesos de selección sexual mediados por señales quimicas pueden estar interviniendo decisivamente en el mantenimiento de este complejo de especies, y en la complejidad de los procesos de especiacion que pueden estar teniendo lugar en estas lagartijas.

## REFERENCIAS BIBLIOGRÁFICAS SOBRE COMUNICACIÓN ANIMAL MEDIANTE SEÑALES QUÍMICAS

**PILAR LÓPEZ**

Museo Nacional de Ciencias Naturales, C.S.I.C.

Esta es una lista de los trabajos sobre comunicación química y selección sexual de nuestro grupo de investigación.

AMO, L., LÓPEZ, P. y MARTÍN, J. En prensa. Wall lizards combine chemical and visual cues of ambush snake predators to avoid overestimating risk inside refuges. *Anim. Behavi.*

ARAGÓN, P., LÓPEZ, P. y MARTÍN, J. 2000. Size-dependent chemosensory responses to familiar and unfamiliar conspecific faecal pellets by the Iberian rock-lizard, *Lacerta monticola*. *Ethology* 106: 1115-1128.

ARAGÓN, P., LÓPEZ, P. y MARTÍN, J. 2000. Conspecific chemical cues influence pond selection by male newts *Triturus boscai*. *Copeia* 2000: 874-878.

ARAGÓN, P., LÓPEZ, P. y MARTÍN, J. 2001 a. Chemosensory discrimination of familiar and unfamiliar conspecifics by lizards: implications of field spatial relationships between males. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 50: 128-133.

ARAGÓN, P., LÓPEZ, P. y MARTÍN, J. 2001 b. Discrimination of femoral gland secretions from familiar and unfamiliar conspecifics by male Iberian rock-lizards, *Lacerta monticola*. *J. Herpetol.* 35: 346-350.

ARAGÓN, P., LÓPEZ, P. y MARTÍN, J. 2001 c. Effects of conspecific chemical cues on settlement and retreat-site selection of male lizards, *Lacerta monticola*. *J. Herpetol.* 35: 681-684.

ARAGÓN, P., LÓPEZ, P. y MARTÍN, J. En prensa. Differential avoidance responses to chemical cues from familiar and unfamiliar conspecifics by male Iberian rock-lizards (*Lacerta monticola*). *J. Herpetol.*

- COOPER, W. E., LÓPEZ, P. y SALVADOR, A. 1994. Pheromone detection by an amphisbaenian. *Anim. Behav.* 47: 1401-1411.
- LÓPEZ, P. 2002. Comunicación intraespecífica en reptiles mediante señales químicas: la utilización de señales fiables para decidir comportamientos. *Rev. Esp. Herpetol.* vol. sp.: 49-59.
- LÓPEZ, P., ARAGÓN, P. y MARTÍN, J. 1998. Iberian Rock lizards (*Lacerta monticola cyreni*) assess conspecific information using composite signals from faecal pellets. *Ethology* 104: 809-820.
- LÓPEZ, P., ARAGÓN, P. y MARTÍN, J. En prensa. Responses of female lizards, *Lacerta monticola*, to males' chemical cues reflect their mating preference for older males. *Behav. Ecol. Sociobiol.*
- LÓPEZ, P., COOPER, W. E. y SALVADOR, A. 1997. Discrimination of self from other males by chemosensory cues in the amphisbaenian (*Blanus cinereus*). *J. Comp. Psychol.* 111: 105-109.
- LÓPEZ, P. y MARTÍN, J. 1994. Responses by the amphisbaenian *Blanus cinereus* to chemicals from prey or potentially harmful ant species. *J. Chem. Ecol.* 20: 1113-1119.
- LÓPEZ, P. y MARTÍN, J. 2001 a. Fighting rules and rival recognition reduce costs of aggression in male lizards, *Podarcis hispanica*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 49: 111-116.
- LÓPEZ, P. y MARTÍN, J. 2001 b. Chemosensory predator recognition induces specific defensive behaviours in a fossorial amphisbaenian. *Anim. Behav.* 62: 259-264.
- LÓPEZ, P. y MARTÍN, J. 2001 c. Pheromonal recognition of females takes precedence over the chromatic cue in male Iberian wall lizards, *Podarcis hispanica*. *Ethology* 107: 901-912.
- LÓPEZ, P. y MARTÍN, J. 2002 a. Chemical rival recognition decreases aggression levels in male Iberian wall lizards, *Podarcis hispanica*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 51: 461-465.

- LÓPEZ, P. y MARTÍN, J. 2002 b. Locomotor capacity and dominance in male lizards *Lacerta monticola*: a trade-off between survival and reproductive success? *Biol. J. Linn. Soc.* 77: 201-209.
- LÓPEZ, P. y MARTÍN, J. 2002 c. Effects of female presence on intrasexual aggression in male lizards, *Podarcis hispanicus*. *Aggres. Behav.* 28: 491-498.
- LÓPEZ, P. y MARTÍN, J. En prensa. Sexual selection and chemoreception in lacertid lizards. *En: Pérez-Mellado, V. (ed.), The Biology of Lacertid Lizards. Evolutionary and Ecological Perspectives.* Institut Menorquí d'Estudis (IME) and Asociación Herpetológica Española.
- LÓPEZ, P., MARTÍN, J. y BARBOSA, A. 2000. Site familiarity affects antipredatory behavior of the amphisbaenian *Blanus cinereus*. *Canadian J. Zool.* 78: 2142-2146.
- LÓPEZ, P., MARTÍN, J. y COOPER, W. E., Jr. 2002. Chemosensory responses to plant chemicals by the amphisbaenian *Blanus cinereus*. *Amphibia-Reptilia* 23: 348-353.
- LÓPEZ, P., MARTÍN, J. y CUADRADO, M. 2002. Pheromone mediated intrasexual aggression in male lizards, *Podarcis hispanicus*. *Aggres. Behav.* 28: 154-163.
- LÓPEZ, P., MARTÍN, J. y CUADRADO, M. 2003. Chemosensory cues allow male lizards *Psammmodromus algirus* to override visual concealment of sexual identity by satellite males. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 54: 218-224.
- LÓPEZ, P., MUÑOZ, A. y MARTÍN, J. 2002. Symmetry, male dominance and female mate preferences in the Iberian rock lizard, *Lacerta monticola*. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 52: 342-347.
- LÓPEZ, P. y SALVADOR, A. 1992. The role of chemosensory cues in discrimination of prey odors by the amphisbaenian *Blanus cinereus*. *J. Chem. Ecology* 18: 87-93.
- LÓPEZ, P. y SALVADOR, A. 1994. Tongue-flicking prior to prey attack by the amphisbaenian *Blanus cinereus*. *J. Herpetol.* 28: 502-504.
- LUQUE-LARENA, J. J., LÓPEZ, P. y GOSÁLBEZ, J. 2001. Scent matching modulates space use and agonistic behaviour between male snow voles *Chionomys nivalis*. *Anim. Behav.* 62: 1089-1095.

- LUQUE-LARENA, J. J., LÓPEZ, P. y GOSÁLBEZ, J. 2002 a. Relative dominance affects use of scent-marked areas in male snow voles *Chionomys nivalis*. *Ethology* 108: 273-285.
- LUQUE-LARENA, J. J., LÓPEZ, P. y GOSÁLBEZ, J. 2002.b Responses of snow voles, *Chionomys nivalis*, towards conspecific cues reflect social organization during over-wintering periods. *Ethology*.
- LUQUE-LARENA, J. J., LÓPEZ, P. y GOSÁLBEZ, J. 2002 c. Levels of social tolerance between snow voles *Chionomys nivalis*, during over-wintering periods. *Acta Theriol.* 47: 163-173.
- MARTÍN, J. y LÓPEZ, P. 2000. Chemoreception, symmetry and mate choice in lizards. *Proc. R. Soc. Lond. B* 267: 1265-1269.
- PUERTA, M., ABELENDA, M., SALVADOR, A., MARTÍN, J., LÓPEZ, P. y VEIGA, P. 1996. Haematology and plasma chemistry of male lizards, *Psammodromus algirus*. Effects of testosterone treatment. *Comp. Haemat. Int.* 6: 102-106.
- SALVADOR, A., VEIGA, P., MARTÍN, J. y LÓPEZ, P. 1997. Testosterone supplementation in subordinate small male lizards: consequences for aggressiveness, colour development, and parasite load. *Behav. Ecol.* 8: 135-139.
- SALVADOR, A., VEIGA, P., MARTÍN, J., LÓPEZ, P., ABELENDA, M. y PUERTA, M. 1996. The cost of producing a sexual signal: testosterone increases the susceptibility of male lizards to ectoparasitic infestation. *Behav. Ecol.* 7: 145-150.
- VEIGA, P., SALVADOR, A., MARTÍN, J. y LÓPEZ, P. 1997. Testosterone stress does not increase asymmetry of a hormonally mediated sexual ornament in a lizard. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 41: 171-176.